# RÉVISION DE *SYNTEGMODUS ALTUS* (TELEOSTEI, TSELFATIIFORMES), POISSON MARIN DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU KANSAS (ÉTATS-UNIS)

par

Louis TAVERNE (1)

**RÉSUMÉ**. - L'ostéologie crânienne de *Syntegmodus altus* Loomis, 1900, provenant de la Formation Niobrara (Coniacien à Sénonien) du Kansas, est étudiée. Ce poisson appartient à l'ordre des Tselfatiiformes. Contrairement à une opinion généralement admise, *Syntegmodus* n'est pas synonyme de *Bananogmius,* mais représente un genre valable. Au sein de l'ordre, *Syntegmodus* est plus particulièrement apparenté à *Bananogmius* et à *Niobrara*, deux Plethodidae primitifs. Par l'architecture de son toit crânien, il est intermédiaire entre ces deux genres.

**ABSTRACT**. - Revision of *Syntegmodus altus* (Teleostei, Tselfatiiformes), a marine fish from the Upper Cretaceous of Kansas (United States).

The cranial osteology of *Syntegmodus altus* Loomis, 1900, from the Niobrara Formation (Coniacian to Senonian) of Kansas, is studied. This fish belongs to the order Tselfatiiformes. In opposition to a generally admitted opinion, *Syntegmodus* is not a synonym of *Bananogmius* but represents a valid genus, characterized by a narrow and very high lateral ethmoid, a parasphenoid with a very developed mid-dorsal wing, a sphenotic hidden by the frontal and the pterotic in dorsal view, and a skull roof where the parietal is anteriorly bordered by the frontal and laterally by both the frontal and the pterotic. Within the Tselfatiiformes, *Syntegmodus* is more particularly related to *Bananogmius* and *Niobrara*, two primitive Plethodidae. The parietal of *Bananogmius* is anteriorly bordered by the frontal and laterally by the pterotic. This relation between these three bones is the general one within the Tselfatiiformes with a more or less flat skull roof. In *Niobrara* the parietal is anteriorly and laterally bordered by the frontal while the pterotic is rejected posterior to the parietal. By its skull roof architecture, *Syntegmodus* is intermediate between these two genera.

Key words. - Teleostei - Tselfatiiformes - *Syntegmodus altus* - USA - Kansas - Marine Upper Cretaceous - Osteology - Relationships.

Le genre *Syntegmodus* et son unique espèce *S. altus* ont été créés par Loomis (1900: 252-253) sur la base d'un neurocrâne incomplet mis au jour dans la Formation Niobrara (Coniacien à Sénonien) du Kansas, l'un des plus riches gisements marins du Crétacé supérieur des États-Unis. Loomis (1900) a rapporté erronément *Syntegmodus* à la famille des Albulidae. Un an plus tard, Woodward (1901: 84) avait remarqué les rapports de *Syntegmodus* et de *Plethodus*, un genre du Crétacé supérieur marin anglais que cet auteur rangeait alors dans les Osteoglossidae ou les Albulidae mais qui a été placé depuis dans les Plethodidae, une famille de l'ordre des Tselfatiiformes (Taverne, 2000a, 2000c). Un second neurocrâne incomplet de

(1) Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Département de Biologie animale et cellulaire, Unité de Morphologie fonctionnelle (C.P. 160/11), avenue F. D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, BELGIQUE. [ycantra@ulb.ac.be]

*S. altus* fut découvert dans le même gisement peu après et décrit brièvement par Hay (1903 : 41-45) qui l'intégra, correctement cette fois, à la famille des Plethodidae. Cependant, deux ans plus tard, Jordan (1905 : 44) rangeait encore *Syntegmodus* dans les Albulidae et faisait de *Plethodus* et *Thryptodus* les représentants d'une famille des Thryptodontidae qu'il alliait aux Albulidae. Ces Thryptodontidae sont aujourd'hui regardés comme synonymes des Plethodidae (Patterson, 1993 : 627).

D'après la taille de son crâne et par comparaison avec les Tselfatiiformes connus en entier (Arambourg, 1954 ; Bardack et Teller-Marshall, 1980 ; Taverne, 1983, 1999, 2001a, 2001b), *Syntegmodus altus* paraît de taille moyenne, probablement un peu moins d'un mètre de longueur totale.

Loomis (1900) considérait *Syntegmodus* comme un genre particulier. Les auteurs ultérieurs ne l'ont pas suivi et ont fait de ce genre un synonyme d'*Anogmius* (Hay, 1903 : 29; Applegate, 1970 : 414), un autre membre des Tselfatiiformes dont le nom préoccupé a été remplacé depuis par *Bananogmius* (Whitley, 1940 : 242).

Les descriptions que Loomis (1900) et Hay (1903) ont données de *S. altus* sont peu détaillées et ne permettent guère de se prononcer quant à la synonymie de *Syntegmodus* et de *Bananogmius*. Ces deux auteurs ne fournissent pas non plus une diagnose claire de *S. altus*, diagnose qui serait fondée sur au moins une apomorphie valable.

Le présent travail reprend donc l'étude ostéologique de *S. altus*, afin de confirmer ou d'infirmer son appartenance aux Tselfatiiformes, d'en donner une meilleure définition, d'en préciser les affinités et d'examiner le problème de son éventuelle synonymie avec *Bananogmius*. Le matériel holotype, étudié jadis par Loomis (1900), ayant été détruit durant la Deuxième Guerre Mondiale (P. Wellnhofer, *in litt.* 15 fév.1974), mes recherches ont porté sur le second crâne, celui mentionné par Hay (1903). Le présent article s'intègre également à la série de publications que je consacre depuis quelques années à l'étude des Tselfatiiformes (Taverne, 1975, 1983, 1999, 2000a, 2000b, 2000c, 2000d, 2001a, 2001b, sous presse a et b).

Rappelons que les Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes) sont des téléostéens de taille moyenne à grande, représentés par une douzaine de genres, qui appartiennent à la cohorte des Clupeocephala dont ils forment l'un des ordres les plus primitifs. Ils vivaient pendant le Crétacé, de l'Aptien au Campanien (Patterson, 1993 : 627 ; Nelson, 1994 : 90) dans la Mésogée eurafricaine, le Paléoatlantique et la mer intérieure nord-américaine. Leur forme générale évoque celle des actuels Coryphaenidae et Scombridae. Leur crâne est presque toujours médiopariétal. L'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le parasphénoïde forment un septum interorbitaire osseux. Les dents des mâchoires, du palais et de la langue sont minuscules et disposées en plages. Les os dentés sont perforés de tubules qui donnent à leur surface un aspect ponctué typique lorsque les dents sont perdues avant ou pendant la fossilisation. L'angulaire et le rétroarticulaire sont soudés, tandis que l'articulaire demeure autogène. Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs. Les nageoires pelviennes sont abdominales et généralement atrophiées. Les nageoires dorsale et anale sont très allongées, surtout la dorsale qui s'étire sur presque toute la longueur du dos. La nageoire caudale compte 19 rayons principaux. L'hypurostégie est importante. Les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose sur les corps vertébraux correspondants. Les vertèbres urales 1 et 2 fusionnent en un petit centre terminal lui-même soudé à une vaste plaque hypurale formée par la fusion des quatre premiers hypuraux. Le parhypural disparaît ainsi que souvent l'arc hémal préural 1. Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes et la discussion de leur position systématique au sein des téléostéens, voir Taverne (2000a).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provient des collections de l'American Museum of Natural History (AMNH) à New York (U.S.A.).

*Syntegmodus altus*. – Spécimen AMNH 2112, un neurocrâne partiel, aplati dorso-ventralement, récolté par Sternberg en 1877, provenant de la Formation Niobrara du Comté de Gove, au Kansas, et désigné ici comme néotype, l'holotype ayant été détruit durant la Deuxième Guerre Mondiale.

Ce matériel a été étudié au moyen d'un stéréomicroscope WILD M5 muni d'une chambre claire. Les dessins ont été réalisés par l'auteur.

## *SYNTEGMODUS* LOOMIS, 1900

**Diagnose émendée**

Tselfatiiforme de taille moyenne ; toit crânien large et relativement plat ; grands pariétaux jointifs ; rétrécissement de la ligne de contact entre le ptérotique et le pariétal avec avancée postérieure correspondante du frontal le long du bord latéral du pariétal ; dépression médiane fronto-pariétale longue, étroite et bien marquée ; ethmoïde latéral étroit mais très élevé ; septum interorbitaire osseux très haut et formé par le grand orbitosphénoïde, les ptérosphénoïdes plus petits et une très grande aile médiodorsale du parasphénoïde ; portion denticulée du parasphénoïde allongée, modérément large et légèrement concave ; sphénotique dépourvu de processus postorbitaire en ergot et ne dépassant pas le bord du frontal ; *dilatator fossa* petite, étroite, profonde, en position ventrale sur le crâne et creusée dans le sphénotique et le ptérotique ; *pars jugularis* large ; supraoccipital dépourvu de crête médiane.

**Espèce-type**

*Syntegmodus altus* Loomis, 1900 du Crétacé supérieur marin du Kansas.

## *SYNTEGMODUS ALTUS* LOOMIS, 1900

**Diagnose émendée**

Voir celle du genre (monospécifique).

**Description** (Figs 1, 2)

Le museau manque aussi bien chez l'exemplaire étudié jadis par Loomis (1900) que chez celui sur lequel porte le present article. Le mésethmoïde, le vomer et les nasaux ne sont pas connus. L'ethmoïde lateral est étroit mais particulièrement haut (Loomis, 1900 : pl. XXII, fig. 9).

Le toit crânien est très large et presque plat. Chez l'exemplaire AMNH 2112, la largeur apparente du toit crânien est réduite par rapport à la réalité, du fait de l'écrasement de son bord droit lors de la fossilisation. Les frontaux sont larges. Les pariétaux sont vastes et en contact, déterminant un crâne de type médiopariétal. Les ptérotiques sont très développés, eux aussi, avec une très large aile dorsale. La ligne de suture entre le pariétal et le ptérotique est courte et n'intéresse que la partie postérieure du bord latéral du pariétal. Cela s'accompagne d'une avancée de la partie postérieure du frontal qui touche le pariétal non seulement le long du bord antérieur de celui-ci mais aussi sur la partie antérieure de son bord latéral. La

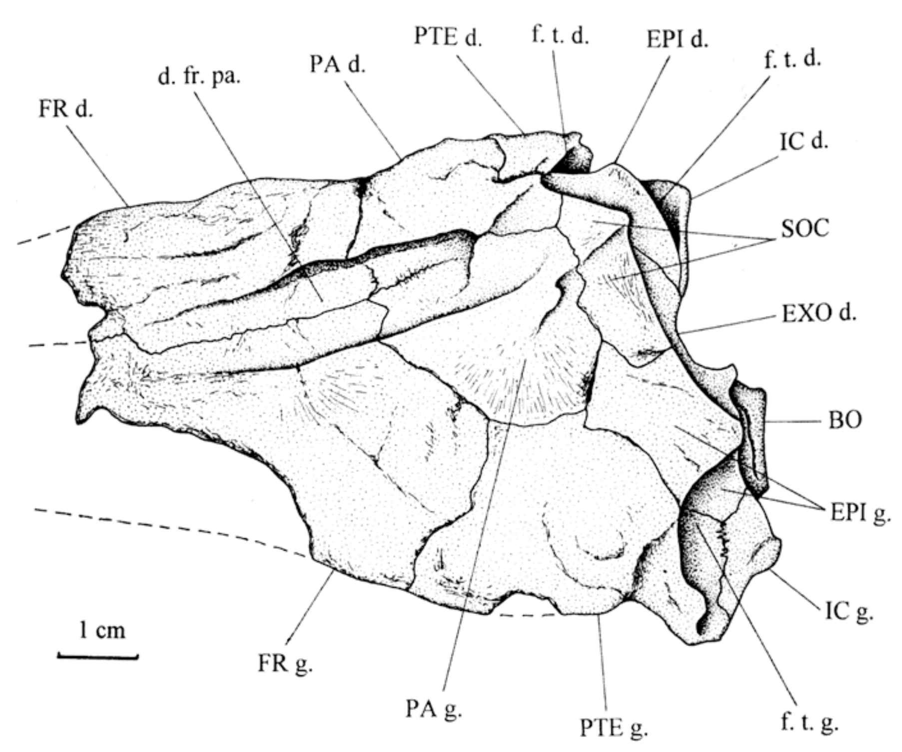



Fig. 1. – *Syntegmodus altus* Loomis, 1900. Crâne du néotype AMNH 2112 en vue dorsale. Le côté droit est écrasé suite à la fossilisation. **BO**: basioccipital; **EPI**: épiotique (= épioccipital); **EXO**: exoccipital; **FR**: frontal; **IC**: intercalaire; **PA**: pariétal; **PTE**: ptérotique; **SOC**: supra occipital; **d.**: droit; **d. fr. pa.**: dépression fronto-pariétale; **f. t.**: fosse temporale (= fosse posttemporale); **g.**: gauche. *[*Syntegmodus altus *Loomis, 1900. Skull of the neotype AMNH 2112 in dorsal view. The right border is crushed because of fossilisation.* ***BO****: basioccipital;* ***EPI****: epiotic (= epioccipital);* ***EXO****: exoccipital;* ***FR****: frontal;* ***IC****: intercalar;* ***PA****: parietal;* ***PTE****: pterotic;* ***SOC****: supraoccipital;* ***d.****: right;* ***d. fr. pa.****: fronto-parietal hollow;* ***f. t.****: temporal fossa (= posttemporal fossa);* ***g.****: left.]*

dépression médiane fronto-pariétale est longue, étroite, avec un pourtour bien délimité. Chez le spécimen AMNH 2112, les bords de cette dépression sont accentués par une brisure due à la fossilisation. Le bord arrière du toit crânien est formé par le supraoccipital, dépourvu de crête médiane, et les deux grands épiotiques qui l'encadrent.

L'orbitosphénoïde est énorme, formé d'une vaste aile basale unique et de deux ailes latéro-dorsales. Les pleurosphénoïdes sont bien développés quoique de taille nettement plus modeste. Le foramen du nerf trochléaire (IV) est percé près du bord antérieur du pleurosphénoïde. L'éventuel basisphénoïde n'est pas conservé. La partie antérieure denticulée du parasphénoïde montre une forme en fer de lance, allongée, étroite à l'avant, nettement plus large à l'arrière (Hay, 1903: fig. 9). Cette face ventrale du parasphénoïde est aussi légèrement concave et présente un aspect ponctué, suite à la perte des denticules. Dans cette région, l'aile médiodorsale du parasphénoïde acquiert un développement remarquable au niveau des pleurosphénoïdes. La partie la plus postérieure du parasphénoïde est perdue chez l'exemplaire AMNH 2112 ainsi que chez le spécimen figuré par Loomis (1900: pl. XXII, fig. 9).

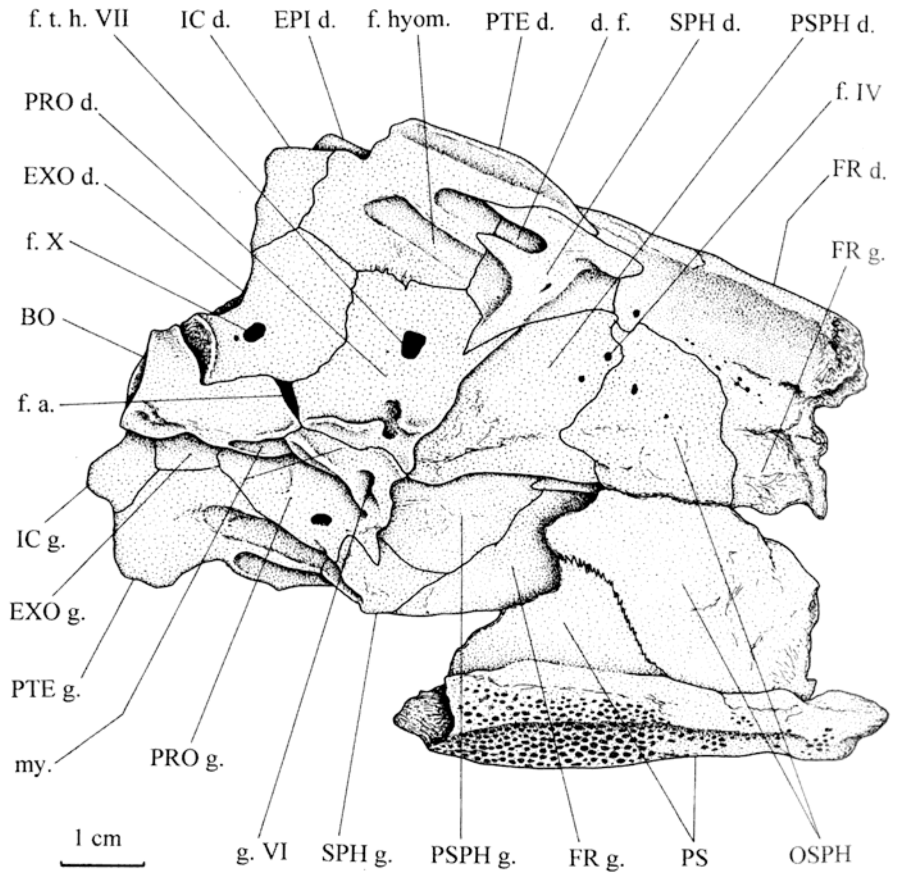



Fig. □. — *Syntegmodus altus* Loomis, 1900. Crâne du néotype AMNH 2112 en vue ventro-latérale droite. La pièce est légèrement déformée et aplatie par la fossilisation. **BO** : basioccipital ; **EPI** : épiotique (= épioccipital) ; **EXO** : exoccipital ; **FR** : frontal ; **IC** : intercalaire ; **OSPH** : orbitosphénoïde ; **PRO** : prootique ; **PS** : parasphénoïde ; **PSPH** : pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde) ; **PTE** : ptérotique ; **SPH** : sphénotique (= autosphénotique) ; **d.** : droit; **d. f.** : *dilatator fossa* ; **f. IV** : foramen du nerf trochléaire (IV) ; **f. X** : foramen du nerf vague (X) ; **f. a.** : fenêtre auditive ; **f. hyom.** : fossette articulaire pour l'hyomandibulaire ; **f. t. h. VII** : foramen du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) ; **g.** : gauche ; **g. VI** : gouttière pour le nerf oculomoteur externe (VI) ; **my.** : plafond du myodome. *[*Syntegmodus altus *Loomis, 1900. Skull of the neotype AMNH 2112 in right ventro-lateral view. The piece is slightly distorted and flattened by fossilisation. **BO**: basioccipital; **EPI**: epiotic (= epioccipital); **EXO**: exoccipital; **FR**: frontal; **IC**: intercalar; **OSPH**: orbitosphenoid; **PRO**: prootic; **PS**: parasphenoid; **PSPH**: pleurosphenoid (= pterosphenoid); **PTE**: pterotic; **SPH**: sphenotic (= autosphenotic); **d.**: right; **d. f.**:* dilatator fossa*; **f. IV**: foramen of the trochlear nerve (IV); **f. X**: foramen of the vagus nerve (X); **f. a.**: auditory fenestra; **f. hyom.**: articular fossa for the hyomandibular; **f. t. h. VII**: foramen of the* truncus hyoideomandibularis *of the facial nerve (VII); **g.**: left; **g. VI**: groove for the external oculomotor nerve (VI); **my.**: roof of the myodome.]*

L'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et l'aile médiodorsale du parasphénoïde forment un septum interorbitaire osseux complet et très haut.

Les sphénotiques sont dépourvus de processus postorbitaire en ergot et, en vue dorsale, sont cachés par les frontaux et les ptérotiques. La *dilatator fossa* est courte, étroite, creusée dans le sphénotique, où elle est profonde, et le ptérotique ; elle est toute entière située sur la face ventrale du neurocrâne. La fossette articulaire pour l'hyomandibulaire s'étend sur le sphénotique, le ptérotique et une toute petite portion du bord supérieur du prootique. Les prootiques sont bien développés. La *pars jugularis* empruntée par la veine jugulaire est allongée. Son ouverture postérieure, qui sert à la sortie du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII), est située au milieu de la face latérale du prootique. Son ouverture antérieure par laquelle passent les branches du nerf trijumeau (V) n'est pas visible sur le crâne AMNH 2112 car la fossilisation a rabattu le prootique sur le pleurosphénoïde, masquant ainsi sa face avant. Ventralement, les deux prootiques se rejoignent pour former le pont prootique. À ce niveau, les deux os présentent un petit bourrelet osseux qui délimite la portion antérieure du plafond d'un étroit myodome. Le nerf oculomoteur externe (VI) perce le prootique juste au-dessus de cette crête osseuse qu'il traverse, creusant une petite gouttière, pour passer à l'intérieur du myodome.

La fosse temporale (= fosse posttemporale) est grande et s'ouvre sur la face postérieure du crâne entre l'épiotique, le ptérotique et l'intercalaire. Il n'y a pas de fosse subtemporale.

Le basioccipital forme seul le condyle articulaire pour la première vertèbre. Sa face ventrale se creuse, vers l'arrière, d'une petite gouttière aortique peu marquée et, vers l'avant, d'une autre gouttière plus profonde qui sert de plafond à la partie postérieure du myodome. Les exoccipitaux encadrent le basioccipital sur lequel ils s'articulent. La face ventrale de l'exoccipital est percée d'un foramen pour les branches du nerf vague (X). Les intercalaires sont bien développés. On observe une petite fenêtre auditive entre le prootique, l'exoccipital et le basioccipital. Le *foramen magnum* est délimité par les exoccipitaux et le basioccipital.

Un fragment d'une large plaque denticulée linguale appartenant au même spécimen existe également (Hay, 1903 : fig. 31). La largeur de cette plaque vaut 150% de la largeur maximale de l'aire denticulée du parasphénoïde. Il n'est pas possible de préciser s'il s'agit du dermobasihyal ou du dermobasibranchial

Rien d'autre n'est connu de l'ostéologie de *Syntegmodus altus*.

## DISCUSSION

***Syntegmodus* au sein des Teleostei**

*Syntegmodus altus* a été rapporté jadis aux Albulidae par son descripteur original (Loomis, 1900) et plusieurs autres auteurs (Woodward, 1901 ; Jordan, 1905) en raison de la présence d'un septum interorbitaire osseux et d'un parasphénoïde parsemé de nombreuses traces de petites dents. Cependant, le septum interorbitaire d'*Albula* est constitué par l'orbitosphénoïde, le parasphénoïde, dont l'aile dorsomédiane demeure très peu développée, et le bélophragme hypertrophié du basisphénoïde (Forey, 1973 : fig. 77). Cela diffère donc totalement de la composition du septum interorbitaire de *Syntegmodus*. Les dents parasphénoïdiennes d'*Albula* sont également, pour la plupart, plus grandes (ibid. : fig. 78) que les denticules qui ont laissé leurs traces sur le parasphénoïde de *Syntegmodus*. De plus, *Albula* conserve encore une fosse subtemporale (ibid. : figs 77, 78) qui n'existe pas chez *Syntegmodus*. Rien ne justifie donc l'inclusion de *Syntegmodus* dans la famille des Albulidae.

En revanche, l'architecture du toit crânien, la composition du septum interorbitaire et l'aspect ponctué de la surface denticulée du parasphénoïde de *Syntegmodus altus* correspon-

dent parfaitement à ce que l'on connaît chez les Tselfatiiformes, ordre auquel ce poisson appartient manifestement.

***Syntegmodus* et *Bananogmius***

Divers auteurs (Hay, 1903 ; Applegate, 1970) ont placé *Syntegmodus* en synonymie de *Bananogmius*. Fielitz et Shimada (1999) ont décrit une nouvelle espèce de *Bananogmius* et Taverne (2001b) a effectué la révision du genre dans son intégralité et a montré qu'il était l'un des Plethodidae les plus primitifs. Ces deux travaux permettent aujourd'hui de faire une comparaison précise de ces deux genres.

*Syntegmodus* diffère de *Bananogmius* par quatre autapomorphies absentes chez ce dernier :

1. l'ethmoïde latéral étroit et très élevé ;
2. l'étroitesse du contact entre le ptérotique et le pariétal ainsi que l'avancée postérieure concomitante du frontal le long du bord antérolatéral du pariétal ;
3. le très grand développement de la partie postérieure de l'aile médiodorsale du parasphénoïde ;
4. le sphénotique complètement caché par le frontal et le ptérotique en vue dorsale.

*Syntegmodus* n'est donc pas synonyme de *Bananogmius*.

***Syntegmodus*, est-il un genre valable ?**

Quoique très partiellement connu, *Syntegmodus* se révèle être un genre valable de Tselfatiiformes car il diffère de tous les autres genres de l'ordre (obs. pers.) par les quatre mêmes caractères qui le différencient de *Bananogmius*.

**Les affinités de *Syntegmodus* au sein des Tselfatiiformes** (Fig. 3)

*Syntegmodus* appartient au groupe des Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat et non pas à celui des formes spécialisées à toit crânien incurvé (Taverne, 2000a).

Parmi les espèces du premier groupe, on observe presque toujours que le ptérotique borde latéralement le pariétal, déterminant avec cet os une longue ligne de suture, tandis que le frontal ne touche le pariétal que sur son bord antérieur. C'est le cas chez *Bananogmius aratus* et *B. flavirostris* (Hay, 1903 : fig. 23 ; Taverne, 2001b : figs 2-4, 9), *Thryptodus zitteli* (Loomis, 1900 : pl. XXI, fig. 1 ; Taverne, sous presse : figs 1, 2), *Martinichthys brevis* et *M. xiphioides* (Taverne, 2000b : figs 1, 2, 4, 9), *Zanclites xenurus* (Taverne, 1999 : fig. 2), *Luxilites striolatus* (obs. pers.) et *"Bananogmius" evolutus* (obs. pers.).

Une exception existe cependant parmi les Tselfatiiformes à toit crânien plat : *Niobrara encarsia*, un genre monospécifique qui a gardé, comme *Bananogmius*, beaucoup de caractères primitifs. On y observe un ptérotique rejeté presque entièrement en arrière du pariétal et c'est le frontal qui encadre antérieurement et latéralement le pariétal (Taverne, 2001a : figs 3, 5). *Syntegmodus* montre un toit crânien intermédiaire entre ces deux extrêmes puisque la suture entre le ptérotique et le pariétal se raccourcit et n'intéresse plus que la partie postérieure du bord latéral du pariétal, tandis que le frontal s'avance le long de la partie antérieure du bord dorsal du pariétal. On sait par ailleurs que *Bananogmius*, au toit crânien de type classique, et *Niobrara*, au toit crânien évolué, sont deux genres apparentés qui ont conservé cinq plésiomorphies qui ont déjà disparu chez les autres Tselfatiiformes et qui partagent également deux apomorphies particulières (Taverne, 2001a, 2001b).

Au sein des Tselfatiiformes à crâne plus ou moins plat, il semble donc logique de considérer *Syntegmodus* comme un genre apparenté aux deux précédents, intermédiaire entre ceux-ci et marquant le passage du toit crânien du premier type (*Bananogmius*) au second (*Niobrara*). Cette parenté et la position intermédiaire de *Syntegmodus* impliquent la

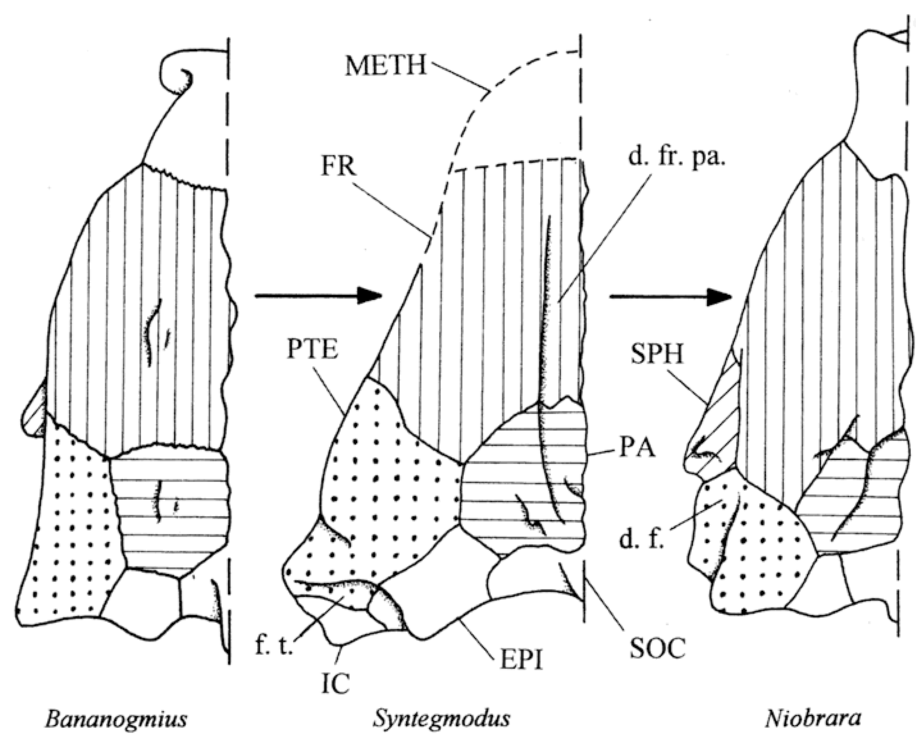



Fig. 3. — Comparaison des toits crâniens de *Bananogmius*, *Syntegmodus* et *Niobrara* pour montrer la régression progressive du contact entre le ptérotique et le pariétal, le glissement vers l'arrière du ptérotique, l'avancée postérieure concomitante du frontal et la situation intermédiaire de *Syntegmodus* par rapport aux deux autres genres. Mêmes abréviations que sur les figures 1 et 2 et **METH**: mésethmoïde. *[Comparison between the skull roofs of* Bananogmius, Syntegmodus *and* Niobrara *to show the progressive regression of the connexion between the pterotic and the parietal, the backward rejection of the pterotic, the concomitant posterior slipping of the frontal and the intermediate position of* Syntegmodus *in regard to the two other genera. Abbreviations as in figures 1 and 2 and **METH**: mesethmoid.]*

possibilité, mais pas la certitude, que ce poisson présentait également les cinq plésiomorphies et les deux apomorphies présentes chez ces deux genres et qui les caractérisent, à savoir pour les premières :

1. un préoperculaire dont les branches dorsale et ventrale sont bien développées et subégales ;
2. une ceinture et des nageoires pelviennes bien développées ;
3. un complexe hémaxanal de type 1 (Blot, 1968) ;
4. la conservation d'un arc hémal préural I rudimentaire ;
5. la conservation d'un sixième hypural autogène ;

et pour les secondes :

1. un antorbitaire orné d'un processus postéroventral long et pointu ;
2. un ectoptérygoïde réduit et édenté.

## CONCLUSIONS

*Syntegmodus* appartient aux Tselfatiiformes dont il représente un genre valable, non synonyme de *Bananogmius*. Parmi cet ordre, il est plus particulièrement apparenté à *Bananogmius* et *Niobrara* dont il est intermédiaire par l'architecture de son toit crânien.

**Remerciements.** J'exprime ma vive gratitude à John G. Maisey et Ivy Rutzky de l'American Museum of Natural History, à New York, pour l'accueil chaleureux reçu dans leur laboratoire, l'accès qui m'a été donné au matériel de leurs collections et la permission d'en faire l'étude. Ma reconnaissance va également aux deux arbitres anonymes qui ont bien voulu lire et commenter le présent travail.

## RÉFÉRENCES

APPLEGATE S.P., 1970. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII. The fishes. *Fieldiana*, *Geol. Mem.*, 3(8): 383-433.

ARAMBOURG C., 1954. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Serv. Géol.*, *Notes Mém.*, 118: 1-188.

BARDACK D. & S. TELLER-MARSHALL, 1980. *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *J. Paleontol.*, 54(5): 1075-1083.

BLOT J., 1968. Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 266: 1943-1946.

FIELITZ C. & K. SHIMADA, 1999. A new species of *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *J. Paleontol.*, 73(3): 504-511.

FOREY P.L., 1973. A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, suppl. 10: 1-222.

HAY O.P., 1903. On certain genera and species of North American Cretaceous actinopterous fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 19(1): 1-95.

JORDAN D.S., 1905. A Guide to the Study of Fishes. Vol. II. XXII+599 p. Westminster: Constable & Co Ltd.

LOOMIS F.B., 1900. Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica*, 46: 213-286.

NELSON J., 1994. Fishes of the World. (3rd edit.), 600 p. New York: John Wiley & Sons.

PATTERSON C., 1993. Osteichthyes: Teleostei. *In:* The Fossil Record 2 (Benton M.J., ed.), pp. 621-656. London: Chapman & Hall.

TAVERNE L., 1975. À propos de *Tselfatia* Arambourg, C., 1943 (Cénomanien du Maroc), de *Protobrama* Woodward, A.S., 1942 (Cénomanien du Liban) et du rapport éventuel des tselfatioïdes fossiles (Crétacé) et des téléostéens du super-ordre des ostéoglossomorphes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 105(1-2): 53-72.

TAVERNE L., 1983. Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 113(2): 165-181.

TAVERNE L., 1999. Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*, 129(2): 421-438.

TAVERNE L., 2000a. *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas*, 22(1): 5-22.

TAVERNE L., 2000b. Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Geobios*, 33(2): 211-222.

TAVERNE L., 2000c. Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 67(1): 94-123.

TAVERNE, L., 2000d. — *Toplethodus chaneti* gen. et sp. nov. de l'Albien (Crétacé) marin de Provence (France) et l'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiformes (Osteichthyes: Teleostei). *Cybium*, 24(4): 371-381.

TAVERNE L., 2001a. — Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Osteichthyes, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*, 131(1): 3-16.

TAVERNE L., 2001b. — Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur de l'Amérique du Nord et de l'Europe. *Geodiversitas*, 23(1): 17-40.

TAVERNE L., sous presse a. — Révision des genres *Thryptodus* et *Pseudothryptodus*, poissons marins (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Biol. Jaarb. Dodonaea.*

TAVERNE L., sous presse b. — Révision de *Luxilites striolatus*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Belg. J. Zool.*

WHITLEY G., 1940. — The *Nomenclator Zoologicus* and some new fish names. *Austr. Nat.*, 10(7): 241-243.

WOODWARD A.S., 1901. — Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part IV. XVII+636 p. London: Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.).

*Reçu le 30.03.2001.*
*Accepté pour publication le 22.06.2001.*